LA EVIDENCIA MORFOLOGICA NIEGA LA PARAFILIA DE *HELICONIUS*

Ivonne J. Garzón-Orduña[1,2] & Daniel Rafael Miranda-Esquivel[1,3]
1Laboratorio de Sistemática & Biogeografia, Universidad Industrial de Santander
2 igor@ciencias.uis.edu.co, 3 dmiranda@uis.edu.co

INTRODUCCION

Los análisis de evidencia total utilizan la congruencia de caracteres en la búsqueda de la hipótesis donde toda la evidencia disponible se ajuste de la mejor manera[8].

Aunque para varios taxa existe ya una hipótesis filogenética esta comúnmente es formulada desde diferente evidencia en forma separada, este es el caso de *Heliconius*.

Las relaciones filogenéticas para el género *Heliconius* Kluk se han reconstruido en seis ocasiones. Los dos estudios más recientes[1,9] han resultado en hipótesis contradictorias: a partir de DNA nuclear y mitocondrial[1] *Heliconius* resultó parafilético con respecto a los géneros *Neruda* y *Laparus*, mientras que con un análisis morfológico[9] el género es monofilético, no obstante dos de los tres caracteres que soportan la monofilia son homoplasias[9].

El presente estudio ofrece una nueva hipótesis filogenética para el género *Heliconius* basada en evidencia total.

RESULTADOS

El análisis llevado acabo con la morfología disponible[9] mostró que esta es suficiente para establecer la monofilía de *Heliconius*. Cuando los gaps fueron codificados como información ausente *Heliconius* fue siempre monofilético, también lo fue utilizando los gaps como quinto estado de carácter bajo aquellas combinaciones donde las tasas de TR/TV y G/M son iguales. La estabilidad de la monofilia de *Heliconius* a través del análisis de sensibilidad y los altos valores de Bremer relativo señalan un fuerte soporte hacia la monofilia del genero.

Cuando se utilizaba la información de los gaps el grupo hermano de *Heliconius* es el genero *Laparus*. Dentro de *Heliconius* se puede reconocer 2 grandes clados, un clado compuesto por el grupo de *H. melpomene* y otro compuesto por el grupo de *H. erato*.

GAPS 4

set de costos TR:TV:G:M	clade	Ralative Bremer
1:1:1:1		100
	L	100
1:1:2:2		100
	L	100
1:1:4:4		100
	L	100
1:4:4:4		100
	L	100
1:2:4:8		na
	na	na
4:1:4:4		na
	na	na
2:1:2:2		na
	na	na
2:1:4:4		na
	na	na
1:2:4:4		na
	na	na
1:2:2:2		na
	na	na

GAPS ?

set de costos TR:TV:G:M	Clade	Relative Bremer
1:1:1:1		100
	(L,(N,E))	46
1:1:2:2		13
	(L,(N,E))	49
1:1:4:4		100
	(L,(N,E))	49
1:4:4:4		100
	(L,(N,E))	49
1:2:4:8		100
	(L,(N,E))	49
4:1:4:4		3
	(L,(N,E))	45
2:1:2:2		100
	(L,(N,E))	46
2:1:4:4		100
	(L,(N,E))	49
1:2:4:4		100
	(L,(N,E))	49
1:2:2:2		100
		49

Tabla 1. Resultado del análisis de sensibilidad a través de las 10 combinaciones de costos usando los gaps como quinto estado de carácter (izquierda) y como información ausente (derecha). Negro (monofilia), Vacio (no monofilético). También se muestran los soportes de Bremer de relativo para el clado de *Heliconius* y para su grupo hermano. na (no aplica) se utiliza para mostrar que no se calculó el soporte de Bremer dado a que *Heliconius* aparece no monofiletico (vacio).

DISCUSION

La poca evidencia morfológica disponible forza la evidencia molecular hacia la monofilia de *Heliconius*. Este hecho al menos muestra que la presunción de estados básales no esta sesgando los resultados.

La pérdida de bases resultó ser una condición crítica para establecer la monofilia de *Heliconius*.

Heliconius es monofilético y la mejor conjetura sobre su grupo hermano es *Laparus*, este resultado tendría importantes implicaciones en la evolución de algunas de las particularidades ecológicas presentes en ambos géneros[2].

Este estudio demuestra que la señal filogenética solo aparece cuando la evidencia molecular y morfológica son combinadas, una muestra de esto es la insensibilidad de *Heliconius* a las distintas combinaciones de costos así como los altos valores de Bremer que soportaron la monofilia del género. Una vez mas se demuestra que la combinación de evidencia ofrece hipótesis estables, resueltas y robustas.

Al compararse la topología obtenida acá con la propuesta solo con evidencia molecular[1], se encuentra una alta similaridad en la resolución de las relaciones internas.

Aunque mas allá de los objetivos de este estudio, nuestro análisis confirma la monofilia de la tribu Heliconiiti.

LITERATURA CITADA

1. Brower V. Z. A. & Egan M. 1997. Cladistic analysis of *Heliconius* butterflies and relatives (Nymphalidae:Heliconiiti): a revised phylogenetic position for *Eueides* based on sequences from mtDNA and a nuclear gene. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 264:969-977.

2. Brown K. 1981. The biology of *Heliconius* and related genera. *Ann. Rev. Entomol.* 26:427-56.

3. Giribert G. 2003. Stability in phylogenetic formulations and its relationship to nodal support. *Sys. Biol.* 52(4): 554-564.

4. Giribert G. & W. Wheeler. 1999. On gaps. *Mol. Phyl. and Evol.* 13(1): 132-143.

5. Giribert G. 2001. Exploring the behavior of POY, a program for direct optimization of molecular data. *Cladistics* 17:60-70.

6. Goloboff, P.A., J.S. Farris & K.C. Nixon. 2004. TNT.

7. Goloboff P.A & Farris, J.M. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics* 17:s26-s34.

8. Kluge, A.G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis for relationships among Epicrates. *Syst. Zool.* 38, 7–25.

9. Penz C. 1999. Higher level Phylogeny of Passion-vine butterflies (Nymphalidae: Heliconinae) based on early stage and adult morphology. *Zool. J. Linn. Soc.* 127:277-344.

MATERIALES & METODOS

Se reanalizaron 146 caracteres morfológicos publicados[9] para 23 especies pertenecientes a la subtribu Heliconiiti y las secuencias nucleotídicas de DNA mitocondrial y el gen nuclear wingless, para 61 especies[1]. Debido a la ausencia de la información morfológica para muchas de las especies con datos moleculares, los caracteres morfológicos fueron codificados como condiciones basales dentro de los grandes clados[12], se asumió que los grandes clados eran monomórficos por lo que la morfología de una especie representativa se repitió para cada una de las especies del clado (Fig. 1), no obstante el resultado de utilizar solo la morfología disponible (6 especies de *Heliconius*) fue explorada bajo pesos iguales.

Se llevo a cabo un análisis de sensibilidad (*sensu* Wheeler[10]), durante el proceso de alineamiento de las secuencias; La monofilia de *Heliconius* y la identificación del grupo hermano se exploraron a través de los costos de 1, 2 y 4 para los gaps, transiciones y transversiones. Adicionalmente se examinó el peso de los caracteres morfológicos frente a los moleculares usando costos para la morfología de 1, morfologia=gaps y morfología=2xgaps. Finalmente se exploró el efecto de la codificación de gaps como un carácter adicional y como información faltante[4].

Se realizó un alineamiento optimo [5,11] usando POY[13]. Los análisis filogenéticos de los alineamientos se llevaron a cabo mediante parsimonia lineal en TNT[6].

Para finalizar, usando TNT[6] y manteniendo 30000 árboles subóptimos 30 pasos más largos, se calculo el soporte de Bremer relativo[7] cuando *Heliconius* era monofilético así como el soporte del clado resultante como su grupo hermano.

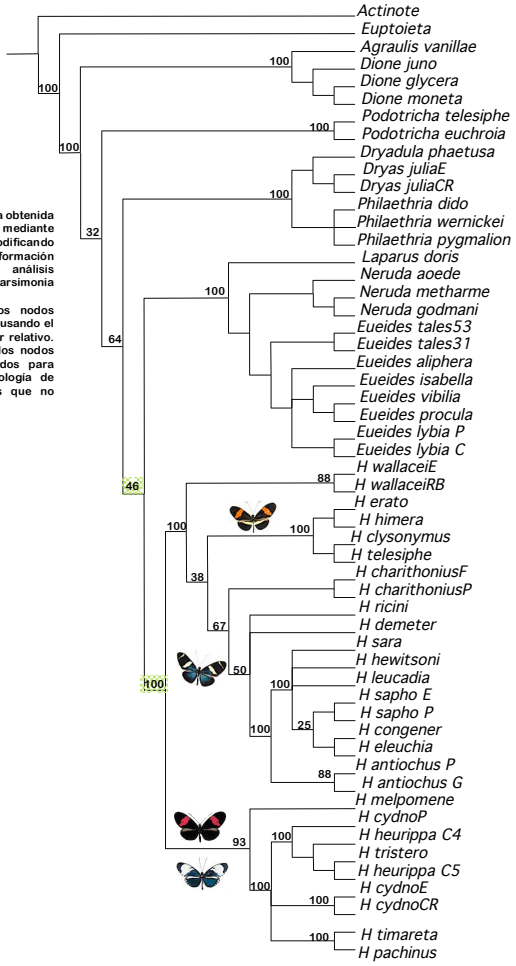

Figura1. Topología obtenida del alineamiento mediante pesos iguales, codificando los Gaps como información ausente y del análisis filogenético bajo Parsimonia Lineal en TNT.
El soporte de los nodos fueron calculados usando el soporte de Bremer relativo. Las especies en los nodos fueron los utilizados para codificar la morfología de aquellos para los que no esta disponible.

10. Wheeler W. C. 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular. *Sys. Biol.* 44(3): 321-331.

11. Wheeler W.C. 1996. Optimization alignment: The end of multiple sequence alignment in phylogenetics?. *Cladistics* 12:1-9.

12. Wheeler W. C., Whitinig M., Wheeler Q., & Carpenter J. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* 17:113-169.

13. Wheeler W. C., Glandstein D. & De Laet J . 2003. POY version 3.0.11. Programa y Manual de usuario. AMNH. New York.

http://tux.uis.edu.co/labsist